Bull. Inst. r. Sci. nat. Belg. Bull. K. Belg. Inst. Nat. Wet.	45	22	Brux. 1.9.1969

DONNEES SUR L'ECOLOGIE DE L'ESTUAIRE DU TAMAR (PLYMOUTH)

PAR

J. P. MOMMAERTS

Nous nous sommes attachés à préciser les aspects qualitatif et quantitatif de la communauté phytoplanctonique pélagique présente dans la partie la plus marine de l'estuaire au cours d'une période de six mois s'étendant de mars 1968 à septembre de la même année. Des facteurs écologiques majeurs ont été simultanément étudiés : facteurs principalement écotopiques (température, transparence de l'eau, salinité) et facteurs principalement trophiques (nitrates, phosphates et silicates).

Trente ans après les remarquables travaux de HARTLEY et SPOONER (1938), COOPER et MILNE (1938, 1939), MILNE (1938, 1940) et SPOONER et MOORE (1940) sur le Tamar, les chercheurs de la *Marine Biological Association of the United Kingdom* vont entreprendre un vaste survey des conditions biologiques et hydrographiques qui prévalent dans cet estuaire.

I. CONDITIONS GEOGRAPHIQUES GENERALES

Le Tamar est un fleuve d'importance moyenne qui marque la limite entre les comtés de Cornouailles et de Devon (Fig. 1). Les marées s'y font sentir jusqu'à 30 kilomètres de l'embouchure. Les principaux affluents sont la Lynher et la Tavy, respectivement à 5,5 et 9,5 km de l'embouchure. La profondeur atteint jusqu'à 37,8 m dans la partie la plus proche de l'embouchure (Hamoaze), mais au-delà de 5 km, elle ne dépasse guère 15 m. Au-delà du confluent de la Tavy, elle n'excède qu'exceptionnellement 5 mètres.

Le Tamar traverse des formations dévoniennes et carbonifères (schistes et grès) mais, de plus, la Tavy longe des diabases et prend sa source

dans les tourbières de Dartmoor sur socle granitique, ce qui explique la faible minéralisation de ces cours d'eau.

Au point de vue climatologique, la pluviosité joue un rôle prépondérant en agissant sur le débit du fleuve et de ses affluents. La pluviosité à Plymouth est relativement faible (950 à 1150 mm) mais les landes de Dartmoor d'une part (Tavy) et les hauteurs d'Altarnum d'autre part (Lynher) sont au centre de deux importants noyaux de précipitations (respectivement 2079 et 1503 mm). Il pleut en moyenne 2,4 fois plus à Princetown qu'à Plymouth en hiver et 2 fois plus en été.

II. METHODES

Dans ce travail, nous nous sommes limités volontairement à l'étude des caractéristiques de la zone pélagique. Nous nous sommes rendus à intervalles réguliers d'un peu plus d'un mois sur les lieux de prélèvement. Les 9 stations identifiées par les lettres S (pour Sound) et ensuite de A à H, sont écartées de deux kilomètres et occupent toutes une position médiane dans le chenal (Fig. 1).La plus éloignée est à 16 kilomètres de l'embouchure. Au travers de toutes les observations, la station B a été visitée chaque fois et sert de base de comparaison au cours de l'année.

En l'absence de moyens plus puissants qui auraient permis de faire des mesures simultanées en plusieurs points, nous avons dû accepter certaines distortions des courbes (télescopage des gradients par ex.). Le tableau ci-dessus résume les circonstances de prélèvement par rapport au cycle des marées à Plymouth.

TABLEAU 1

Circonstances de prélèvement d'échantillons dans l'estuaire du Tamar, 1968.

N° croisière	Date	Type de marée	Moment de la marée	Stations dans l'ordre de visite
1	1-III-68	GVE	perdant et étale	SABCCBA
2	8-III-68	GME	gagnant et étale	SABCDEFB
3	10-IV-68	MVE	étale-gagnant-étale	SABCDEFGHGFEDCBA
4	14-V-68	GVE	perdant	B
5	26-VI-68	PVE (solstice)	gagnant	Cargreen (1) et B
6	29-VII-68	MVE	perdant	B et Cargreen
7	3-IX-68	GME	gagnant	Cargreen, D et B

En plus des stations habituelles, nous avons visité le 10 septembre 1968 le Tamar et ses deux affluents dans la zone limnétique pour y prélever des échantillons aux fins d'analyse chimique.

(1) Cargreen est à mi-chemin entre E et F.

Opérations sur place : prélèvements d'eau dans la zone euphotique (tous les mètres et plus tard tous les 50 cm) et au fond au moyen d'une bouteille de Nansen-Petersen; lecture de la température (thermomètre incorporé à la bouteille); mesure de transparence au disque de Secchi; prise de plancton à — 1 m (filet à 600 mailles/pouce).

Travail d'analyse au laboratoire : la salinité fut déterminée par densimétrie ou par comparaison de la conductivité électrique avec de l'eau de mer standard de Copenhague (salinomètre Autolab 601 à couplage inductif); la teneur en phosphate a été déterminée par la méthode molybdate-antimoine-acide ascorbique de MURPHY et RILEY (1962); les silicates ont été dosés par la méthode molybdate-métolsulphite de MULLIN et RILEY (1955); les nitrates ont été déterminés sous forme de nitrites après réduction sur colonne de cupro-cadmium selon la méthode de WOOD, ARMSTRONG et RICHARDS (1967).

L'énumération du phytoplancton s'est faite selon la méthode d'Utermöhl appliquée à l'échantillon d'origine (300 ml), fixé au lugol acétique, concentré à 20 ml et dilué 10 fois si la quantité de vase en suspension gêne trop le comptage. Deux bandes diamétrales perpendiculaires sont examinées à l'objectif 25 ×.

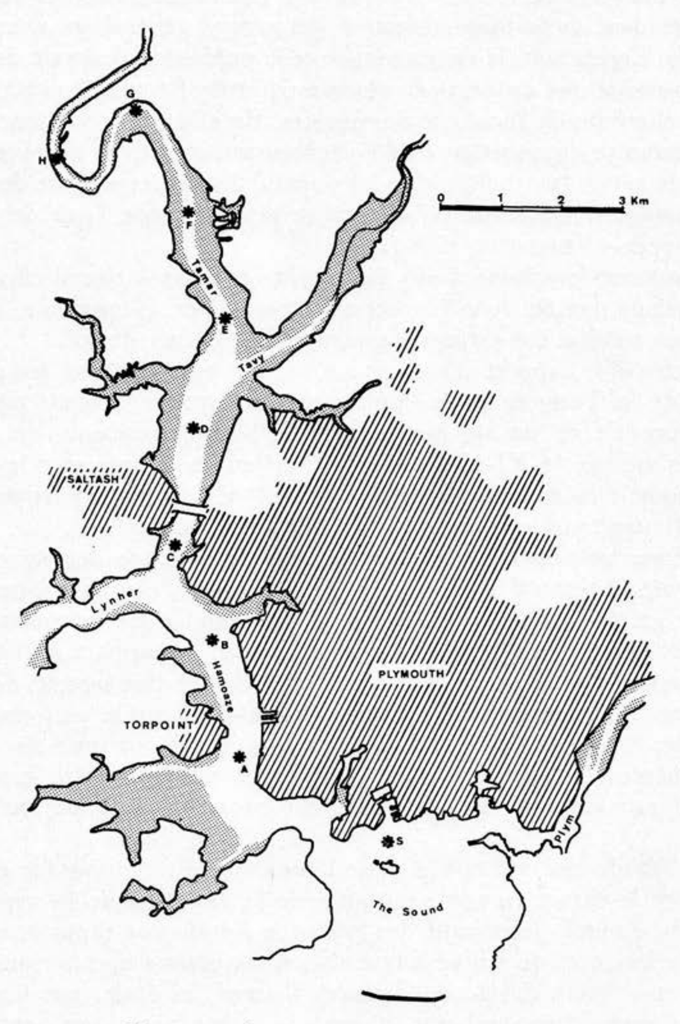


Fig. 1. — Stations régulièrement visitées dans l'estuaire du Tamar, mars à septembre 1968.

III. CONDITIONS HYDROLOGIQUES ET CHIMIQUES GENERALES

Les mouvements de l'eau

Indépendamment des variations mensuelles liées aux activités biologiques, les caractéristiques du milieu varient selon la combinaison de deux systèmes régis par des lois périodiques propres : d'une part le système marin à oscillations prévisibles à longue échéance — sauf en ce qui concerne les effets de tempêtes — et le système fluvial à débit variable selon les caractéristiques climatiques locales.

La dynamique d'un estuaire obéit donc à des lois de complexité très grande (PRITCHARD, 1953) et la mobilité des éléments représente l'écueil le plus évident dans toute tentative de survey général ou même partiel du fleuve. Cependant, la connaissance et la prédiction du cycle des marées et de l'intensité des courants en chaque point du fleuve est précieuse pour la compréhension de l'écologie des espèces. En effet, le coefficient d'échange de l'estuaire (proportion d'eau s'échappant en mer et ne revenant pas à la marée suivante) conditionne les possibilités de persistance des espèces planctoniques qui doivent se reproduire plus vite que l'eau de l'estuaire se renouvelle (KETCHUM, 1954).

Pour estimer le volume d'eau qui emplit l'estuaire à chaque marée, nous ne disposions que de données assez fragmentaires. Néanmoins, le volume du prisme tidal a été estimé à quelque 50 millions de m^3.

D'autre part, l'apport d'eau douce obtenu en totalisant les débits du Tamar, de la Tavy et de la Lynher est proportionnellement très faible : 8,5 millions de m^3 en six heures sont le maximum absolu de ces deux dernières années (4-XI-1967), 115.000 m^3 en six heures sont le minimum absolu pour la même période (17-VII-1967) et la situation moyenne (ex : VI-1968) implique un débit de 850.000 m^3/6 heures.

Le facteur principal déterminant le type de mélange des eaux dans un estuaire est justement le rapport de la décharge d'eau douce pendant un cycle de marée à la quantité d'eau de mer emplissant l'estuaire pendant ce temps (PRITCHARD, 1955). Dans le Tamar, ce rapport ne dépasserait que rarement 0,1 ce qui indique que le mélange se fait surtout de manière homogène. Nos mesures de salinité confirment dans la majorité des cas cette idée (pas d'halocline tranché mais variation continue de 1 ‰ tous les 10 mètres). BERTHOIS (1962) a montré pour la Loire comment ce gradient est fonction hyperbolique du rapport débit de marée/débit fluvial.

Dans l'étude des variations périodiques, notre attention fut également attirée par le caractère non sinusoïdal de la variation de la salinité, provenant du déphasage négatif des périodes d'étale par rapport aux temps de marée basse et de marée haute. Nous suggérons que la variation par rapport au schéma classique (dans les fleuves, les étales surviennent peu de temps après la marée haute et après la marée basse) est peut-être due à l'effet de soustraction du courant d'eau douce quand il est important.

En pratique, cela signifie que la salinité croît plus vite qu'elle ne décroît, ce qui se traduit peut-être par des phénomènes de sélection au niveau de la faune et de la flore.

Le milieu chimique

La géologie du bassin versant du Tamar et de ses affluents a été précisée dans la première partie de cet article. Ces eaux traversant des terrains anciens sont pauvrement minéralisées et peuvent se rapprocher du type akiéséritique défini par KUFFERATH (1951). Il n'y a aucune différence marquée dans les types d'eau des trois branches tributaires de l'estuaire, bien que la Tavy coule sur des formations notablement plus pauvres. Seule, la teneur totale du Tamar en ions majeurs est plus grande que celles de la Tavy et de la Lynher.

TABLEAU 2

Analyse chimique des eaux du Tamar, de la Tavy et de la Lynher en région limnique, 8-IX-1969.

	Tamar (Gunnislake)	Tavy (Lopwell Dam)	Lynher (Pillaton Mill)
Mé/l dosés (total)	1,84	1,17	1,09
K_{18} μmhos. cm^{-1}	210	128	127
Ca^{++} mé/l	0,95	0,50	0,45
Mg^{++} mé/l	0,31	0,22	0,19
Na^{+} mé/l	0,52	0,41	0,41
K^{+} mé/l	0,06	0,04	0,04
HCO_3^{-} mé/l	0,98	0,54	0,42
Cl^{-} mé/l	0,60	0,45	0,50
$SO_4^{=}$ mé/l	0,12	0,10	0,10
NO_3^{-} mé/l	0,10	0,09	0,11
μAt. g/l	98,0	93,0	110,0
$PO_4^{\equiv}$ mé/l	0,005	0,008	0,004
μAt. g/l	1,69	2,91	1,36
Si μAt. g/l	67,0	81,5	102,0

Le mélange de ces eaux avec celles de la mer implique deux phénomènes :
1°, du point de vue des ions majeurs et du type d'eau, il passe souvent inaperçu que de l'eau de mélange est considérée comme douce quand sa salinité est tombée à moins de 1 ‰ (0,45 ‰ correspond à la salinité du mélange eau de mer — eau du Tamar où l'eau de mer ne représente que 1 %) alors que les rapports ioniques (voir diagramme dodécagonal, Fig. 3) révèlent qu'il s'agit toujours d'une eau halitique, avec tout ce que cela peut impliquer du point de vue physiologique.

2°, l'eau douce est considérablement plus riche en ions biogènes (NO^{-}_{3}, $PO^{\equiv}_{4}$, Si) que l'eau de mer de sorte que le phénomène contraire peut jouer : l'eau de mélange qui ne contient que 10 % d'eau douce (salinité = 31,5), contient encore 0,26 μAt.g/1 de phosphore phosphorique (contre 0,1), 10,7 μAt.g/1 d'azote nitrique (contre 1,0) et 8,05 μAt.g/1 de silicium (contre 1,5), concentrations très favorables au développement d'un phytoplancton abondant, pour autant qu'il n'y ait aucun effet limitant du côté des oligoéléments.

IV. EVOLUTION MENSUELLE DES CONDITIONS DU MILIEU

Température

La température de l'eau de mer varie beaucoup moins au cours de l'année que celle du fleuve. Nous pouvons donc observer l'inversion de la stratification thermique dans l'estuaire, correspondant au changement climatique (exemple de la station B : T surface = de 5,70 à 16,80; T fond = de 6,20 à 16,00). La mesure du gradient vertical de température est donc une bonne technique d'identification des masses d'eau, comme il est démontré dans le graphique de la Fig. 2.

Transparence

La transparence des eaux est très variable et dépend notamment de phénomènes climatiques (la turbidité augmente fortement après de fortes averses) et périodiques (la turbidité est plus grande au jusant). D'après les travaux de Cooper et Milne (1938), il apparaissait que dans les conditions optimales, la lumière incidente était toujours réduite à 1 % (niveau de compensation) dans les trois à quatre premiers mètres et souvent en moins de deux mètres de profondeur. Nos mesures au disque de Secchi confirment la forte absorption dans les couches de surface. En effet, utilisant la relation p= 2,5 P (Strickland, 1958) où p est la profondeur de compensation et P la profondeur de disparition du disque de Secchi, on trouve fréquemment en amont de B des valeurs de p égales ou inférieures à 2,5 m (coefficient d'extinction $\mu \geqslant 18$).

Le profil en long de la croisière du 10-IV-1968 révèle l'augmentation de la turbidité de A à H mais montre aussi une plus grande transparence en D (confluent de la Tavy et du Tamar). Le profil tout particulier de

la courbe de salinité en cet endroit et la nature du plancton montrèrent qu'il s'agissait d'une masse d'eau salée isolée.

Une étude détaillée des mouvements de mélange des eaux en ce point très particulier du cours du Tamar expliquerait probablement cette anomalie.

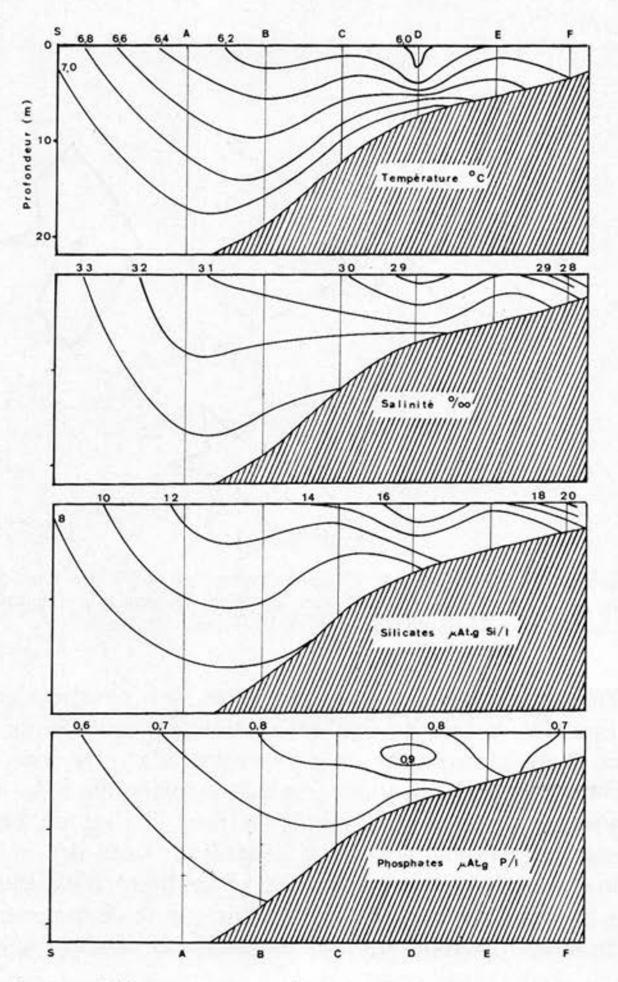


Fig. 2. — Distribution de la température, de la salinité et de la teneur en phosphates et silicates dans l'estuaire du Tamar, 8-III-1968.

Salinité

Il ne fut guère possible de retrouver d'une croisière à l'autre, des conditions identiques de marée et d'heure pour chacune des stations étudiées.

En se conformant à la terminologie du système de Venise (1959), la région étudiée jusqu'à présent s'étend de la zone euhaline (salinité dépassant toujours 30 ‰) qui prend fin à peu près au niveau de la station A,

à la zone mésohaline (salinité de 5,5 à 18 ‰) à laquelle appartient encore la dernière station de Pentillie Quay (station H). A la station D, l'introduction d'eau douce de la Tavy et les caractéristiques particulières de la circulation en ce point se traduisent par un hiatus dans le mouvement de dilution progressive de l'eau de mer vers l'amont (Fig. 2).

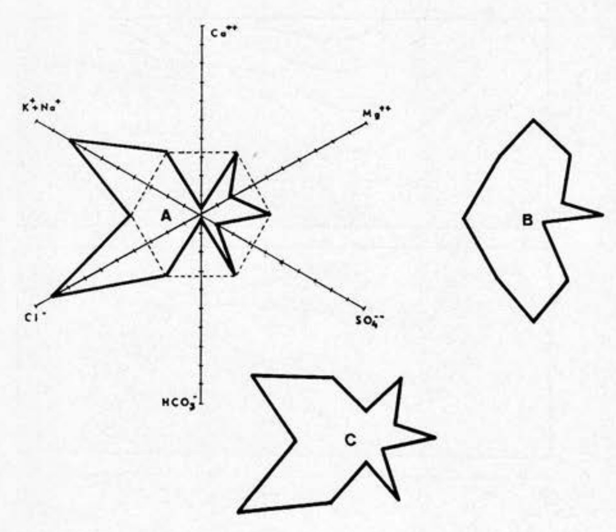


Fig. 3. — Composition ionique (en % de la somme en mé/l des ions de même signe) des eaux étudiées, 8-IX-1968. A, eau de mer; B, eau du Tamar à Gunnislake; C, eau de mélange (1 % eau de mer et 99 % eau de mer).

Nous remarquons qu'à marée montante, les courbes présentent un halocline fort net indiquant une circulation de surface de l'eau douce vers la mer et un mouvement de pénétration d'eau de mer vers l'amont au fond. Dans ce cas, le gradient est couramment de 5 ‰ de la surface au fond pour une station proche de la mer (B) et de beaucoup plus (10 ‰) pour une station éloignée (Cargreen). Lors des marées descendantes, l'homogénéisation est telle que ce gradient n'excède guère 2 ‰ à toutes les stations. On observe également que le changement de salinité par unité de temps est toujours plus important en surface qu'au fond.

Les éléments biogènes

La teneur en silice dissoute varie très exactement à l'inverse de la salinité, tant au long du transect qu'à la verticale de n'importe quelle station, de sorte que pour chaque croisière nous avons pu fixer la quantité de silice pour une même valeur de salinité (fixée à 28 ‰ afin d'éviter toute extrapolation) et établir ainsi la variation mensuelle de Si (Fig. 4) : de mars à fin juin, la teneur en Si tombe de 20 à 5 μatg/1, avec passage par un maximum de 17 en mai. Cette teneur reste constamment très supérieure

à ce qu'on trouve en mer (de 3 à 0,5 μatg/1 à la station internationale E1) pendant la même période et ne varie pas en synchronisation avec le milieu marin.

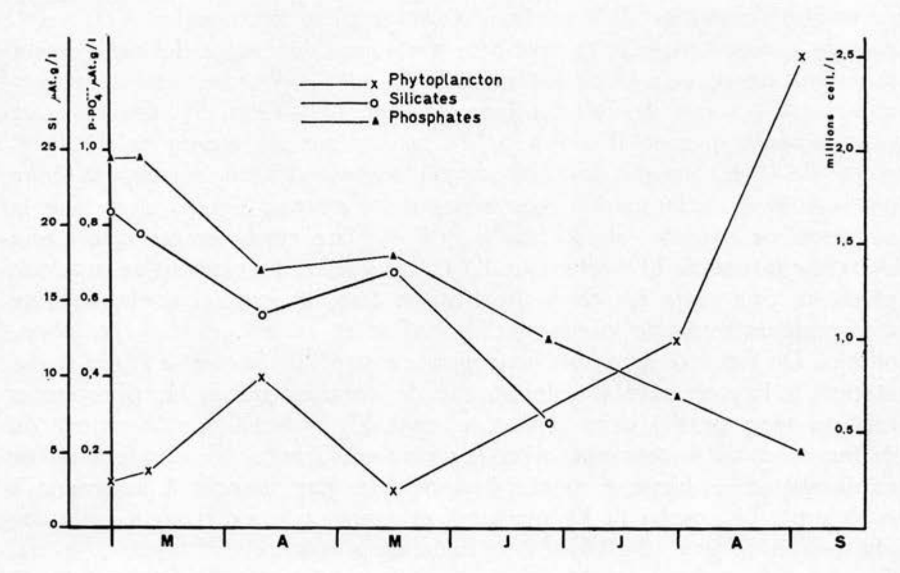


Fig. 4. — Evolution mensuelle des teneurs en phosphates et silicates ramenées à la salinité 28 ‰, et évolution quantitative du phytoplancton dans l'estuaire du Tamar, mars à septembre 1968.

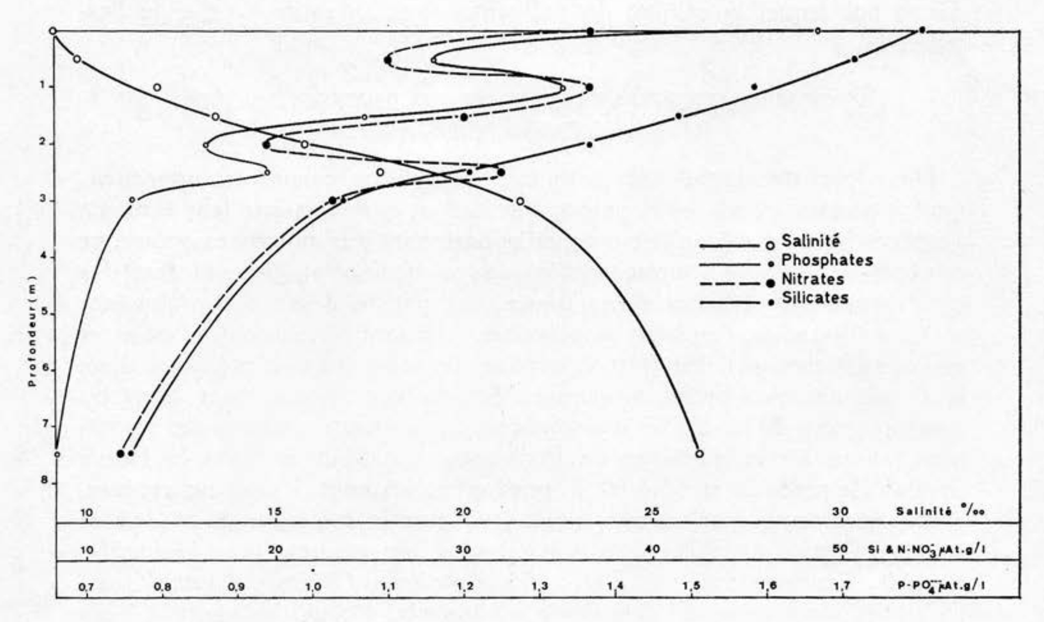


Fig. 5. — Distribution verticale de la salinité et des teneurs en phosphates, nitrates et silicates dans l'estuaire du Tamar (Station de Cargreen, 11 km de l'embouchure, 26-VI-1968).

La teneur en phosphates suit en gros la même variation mensuelle que celle en silicates : de 1 à 0,2 μatg/1 de P-$PO_4^{\equiv}$ pour la période s'étendant de mars à septembre (en mer de 0,5 à 0,1). Cependant on remarque l'existence de variations étonnamment importantes à la verticale de n'importe quelle station (ces variations dépassent de loin l'erreur standard inhérente à la méthode employée (1,5 %) et ont été soigneusement vérifiées par des échantillonnages répétés) (Fig. 5). On constate par exemple que de 0 à 0,5 m de profondeur, la teneur en P-$PO_4^{\equiv}$ passe de 0,860 μatg/1 à 0,320 μatg/1, ce qui devrait correspondre au passage à un mélange 2,5 fois moins riche en eau douce, alors que la variation de salinité (de 27 ‰ à 27,7 ‰) ne rend compte que d'une variation infime de la dilution (x 1,1). Ces variations peuvent se produire plusieurs fois dans les trois premiers mètres, de sorte que la colonne d'eau apparaît comme intensément stratifiée en ce qui concerne les phosphates. De manière générale, les courbes conservent la même allure d'une station à l'autre, révélant l'existence de couches riches en phosphates tout au long de l'estuaire. Nous avons aussi observé que la valeur de surface pouvait se renverser avec le sens de la marée (+ élevée à marée montante et + basse à marée descendante, par rapport à la teneur à − 0,5 m). La courbe de l'azote nitrique suivait très exactement celle des phosphates le jour (26-VI-68) où nous avons dosé cet élément (Fig. 5). Ceci semble indiquer qu'il s'agit soit d'une activité biologique intense localisée à certaines couches, soit de l'introduction de ces deux éléments par une pollution dont le type resterait à préciser (ainsi que le mécanisme par lequel la salinité du polluant est comparable à celle de l'estuaire).

V. COMPOSITION TAXINOMIQUE DU PHYTOPLANCTON ET VARIATIONS MENSUELLES

Dans la partie étudiée de l'estuaire, les espèces rencontrées appartiennent à plusieurs catégories pouvant se définir à la fois par leur écologie (espèces holo- et méroplanctoniques appartenant aux provinces océanique et néritique, espèces littorales benthiques ou tychopélagiques, espèces des eaux saumâtres, espèces d'eau douce), et par le degré d'appartenance réelle à l'estuaire (espèces autochtones, temporairement autochtones et espèces allochtones). En effet, beaucoup d'espèces ne sont présentes dans le fleuve que par l'effet mécanique des marées : nous avons ainsi pu constater que 20 à 30 % des espèces typiquement marines du microplancton présentes au large de Plymouth se retrouvent dans le fleuve pendant le perdant, et 50 à 80 % pendant le gagnant. Parmi ces espèces, certaines connues par ailleurs pour leur grande tolérance à de faibles salinités (SMAYDA, 1958) se retrouvent plus fréquemment (ex : *Guinardia flaccida, Lauderia borealis, Rhizosolenia stolterfothii*) que d'autres (ex : *Ceratium macroceros, Rhizosolenia styliformis, Biddulphia regia, Chaetoceros teres*) qui ne s'y rencontrent jamais ou exceptionnellement. Il semble bien que l'écologie des espèces ait un rôle à jouer, indépendamment

du phénomène mécanique. Sachant que l'échange des eaux se fait en grande partie avec le Sound et non directement avec la mer, on peut suggérer qu'une sélection s'y fait, étant donné les conditions relativement intermédiaires qui prévalent dans cette zone de transition. Enfin, un certain nombre d'algues, ayant des caractéristiques euryhalines et eurythermiques prononcées (ex : *Skeletonema costatum, Prorocentrum micans, Nitzschia closterium*) trouvent dans l'estuaire des conditions de développement très favorables et forment des populations temporairement autochtones.

TABLEAU 3

Composition de la communauté phytoplanctonique en groupements écologiques dans l'estuaire du Tamar, 1968

<table>
<tr><th></th><th>Autochtones</th><th>Temp. autochtones</th><th>Allochtones</th></tr>
<tr><td>espèces typiquement marines</td><td></td><td>Melosira jurgensii
Nitzschia closterium
Skeletonema costatum
Thalassiosira decipiens
Thalassiosira gravida
Gyrodinium aureolum
Heterocapsa triquetra
Peridinium trochoideum
Prorocentrum micans
etc.</td><td>Asterionella japonica
Biddulphia spp.
Chaetoceros densum
Corethron criophilum
Coscinodiscus concinnus
Rhizosolenia spp.
Ceratium spp.
Dinophysis spp.
Diplopsalis lenticula
Peridinium spp.
Phaeocystis pouchetii
etc.</td></tr>
<tr><td>espèces estuariennes pélagiques</td><td>Chaetoceros danicum
Chaetoceros wighami
Cryptomonas spp.
Gonyaulax tamarensis
Katodinium rotundatum
etc.</td><td></td><td></td></tr>
<tr><td>espèces d'eau douce</td><td></td><td>Synedra ulma</td><td>Anabaena sp.
Euastrum sp.
Scenedesmus obliquus
etc.</td></tr>
<tr><td>espèces littorales benthiques et tychopélagiques</td><td colspan="2">Achnanthes brevipes
Cocconeis scutellum
Diploneis crabro
Navicula distans
Nitzschia angularis
Paralia sulcata
Pleurosigma spp.
Podosira stelliger
Surirella gemma
etc.</td><td></td></tr>
</table>

Variations mensuelles

L'abondance des organismes phytoplanctoniques présents dans le Tamar révèle une productivité importante. Bien que les prélèvements aient été assez espacés, on constate que le nombre de cellules par litre augmente en raison inverse de la teneur en éléments biogènes dissous. Le plancton compté par la méthode d'Utermöhl représente au moins quelque 90 % du phytoplancton total. La grande majorité des organismes retenus par cette méthode, appartiennent au nanoplancton si l'on exclut quelques diatomées abondantes *(Nitzschia closterium, Skeletonema costatum)*. Il existe en outre un ultraplancton (de 500.000 à un million de cellules/l en avril 1968) dont il est extrêmement difficile de tenir une comptabilité raisonnablement précise. Nous ne considérons pas cette catégorie d'organismes dans notre survey.

Nous ne possédons encore que des données très générales sur l'évolution mensuelle du phytoplancton d'Utermöhl dans l'estuaire du Tamar. Certaines espèces ou catégories d'espèces se maintiennent pratiquement tout au long de la période étudiée : ce sont *Skeletonema costatum, Cryptomonas* spp., *Gymnodinium* spp., *Katodinium rotundatum* et de nombreux petits flagellates très difficilement reconnaissables une fois fixés (une espèce chrysophycéenne domine très fort parmi un échantillonage comprenant toutes les classes de flagellates nus). De mars à avril, *Nitzschia closterium* est assez abondant et fait ensuite place aux cellules de *Thalassiosira decipiens* d'avril à septembre.

Ce n'est qu'à partir de juin et jusqu'à la fin de l'été que se développent les populations de *Gonyaulax tamarensis* et *Peridinium trochoideum*. A la fin de juillet, le Tamar était de surcroît envahi par *Gyrodinium aureolum* (espèce temporairement autochtone) qui était observé pour la première fois en grandes quantités au large de Plymouth à la même époque.

Variations spatiales de la flore autochtone et temporairement autochtone (Fig. 6)

Le transect complet du 10 avril 1968 a été particulièrement étudié à cet effet. Le fleuve se trouvant en période d'étale pendant tout le survey, les stations sont directement comparables. On distingue deux types de distribution :

espèces à optimum dans le domaine euhalin :

Thalassiosira decipiens
Skeletonema costatum
Gymnodinium sp.

espèces à optimum dans le domaine mésohalin :

Katodinium rotundatum
Nitzschia closterium
Cryptomonas spp.
Flagellates (Chrysophyta).

TABLEAU 4

Composition et évolution du phytoplancton dans le Tamar et au large de Plymouth de mars à septembre 1968.

Remarque : + signifie présent; D signifie dominant; A signifie que l'espèce est extrêmement abondante. Les récoltes ont été faites au filet à 600 mailles/pouce.

	Salinités S ‰					Périodes (dates)					
	35	30 à 34	25 à 30	20 à 25	< 20	1-8/3	10/4	15/5	26/6	30/7	3/9
A. Espèces typiquement marines											
DIATOMÉES											
Actinoptychus senarius EHRENB.	+		+		+	+			+		
Asterionella japonica CLEVE & MÜLLER	+								+		
Biddulphia granulata ROPER	D					D					
Biddulphia mobiliensis (BAIL.) GRUN.	+	+	+			+		+			+
Biddulphia regia (SCHULTZE) OSTENF.	+					+					
Biddulphia sinensis GREV.	D	+				D	+				
Cerataulina pelagica (CLEVE) HENDEY	D	+	+	+	+		+	D	D	+	+
Chaetoceros affine LAUD.	A	+				D		A		+	D
Chaetoceros breve SCHÜTT			+						+		
Chaetoceros compressum LAUD.	+		+							+	
Chaetoceros curvisetum CLEVE	+						+				
Chaetoceros debile CLEVE	A	+					+	A			+
Chaetoceros decipiens CLEVE	A	+	+	+	+	D	+	A	+		D
Chaetoceros densum CLEVE	D					D	+	+			
Chaetoceros didymum EHRENB.	+	+	+							+	+
Chaetoceros laciniosum SCHÜTT			D		+		+		D		

TABLEAU 4 *(suite)*

	Salinités S ‰					Périodes (dates)					
	35	30 à 34	25 à 30	20 à 25	< 20	1-8/3	10/4	15/5	26/6	30/7	3/9
Chaetoceros septentrionale OESTRUP	+		+		+				+		
Chaetoceros simplex OSTENF. (?)		+	+	+						+	+
Chaetoceros sociale LAUD.	D										D
Chaetoceros teres CLEVE	A		+			+	+	A			
Corethron criophilum CASTR.	+						+				
Coscinodiscus concinnus W. SM.	A	+				A	A	D			
Coscinodiscus excentricus EHRENB.	D	D	+		+	D	D		+		
Coscinodiscus grani GOUGH.	A	D	+	+		A	A		+		+
Coscinodiscus lineatus EHRENB.	+	+		+		+	+			+	+
Coscinodiscus oculus-iridis EHRENB.	D									D	
Coscinodiscus radiatus EHRENB.	+	+	+	+	+	+		+	+	+	+
Coscinosira polychorda GRAN	D	+		+	+		D		+		+
Ditylum brightwellii (WEST) GRUN.	D	+		+		+				+	D
Eucampia zoodiacus EHRENB.	D	+	+	+			+	D	+	+	+
Guinardia flaccida (CASTR.) PERAG.	A	+	D		D	D	D	+	A		+
Lauderia borealis GRAN	D	D	D	D		D	D	+		+	D
Leptocylindrus danicus CLEVE	D	+		+						D	+
Lithodesmium undulatum EHRENB.	A	+	+	D	+	+			+	+	A
Melosira jurgensii AGARDH (?)			+	+	+	+	+		+	+	
Nitzschia closterium (EHRENB.) W. SM.	+	D	D	+	+	D	+		+	+	+
Nitzschia seriata CLEVE	+	D	+	+		D			+	+	D
Rhizosolenia alata BRIGHTW. var. *alata*	A	+	+			+	+	+	+	A	D
Rhizosolenia delicatula CLEVE	+	D	+	+		+				+	D
Rhizosolenia robusta NORM.	D	+				D					D
Rhizosolenia setigera BRIGHTW.	D	+	+	+				+		+	D
Rhizosolenia shrubsolei CLEVE	D	+	+		+	+	+	+	+	D	D
Rhizosolenia stolterfothii PERAG.	A	D	+	D	D	D	D	+	D	A	D

TABLEAU 4 *(suite)*

	Salinités S ‰					Périodes (dates)					
	35	30 à 34	25 à 30	20 à 25	< 20	1-8/3	10/4	15/5	26/6	30/7	3/9
Rhizosolenia styliformis BRIGHTW. … … … …	D	+						D		D	
Roperia tessellata (ROPER) GRUN. … … … …	D	+	+			D			+		+
Skeletonema costatum (GREV.) CLEVE … … …	A	A	A	D	A	A	D	+	A	A	A
Stauroneis membranacea (CLEVE) HUSTEDT …	D	+	+			D	+		+		+
Stephanopyxis turris (GREV.) RALFS … … …	D		+	+		D	+	D			D
Streptotheca thamesis SHRUBS. … … … …	+					+					
Thalassionema nitzschioides HUST. et *Thalassiothrix frauenfeldii* GRUN. … … … … … …	+	+	+			+	+			+	+
Thalassiosira decipiens (GRUN.) … … … … …	+	D	+	D		+			+	D	D
Thalassiosira gravida CLEVE … … … … … …		D	D	D	+		D		+	+	D
Thalassiosira nordenskioldii CLEVE … … … …	+		+				+	+	+		
Thalassiosira subtilis (OSTENF.) GRAN … … …	+									+	
DINOPHYCÉES											
Ceratium furca (EHRENB.) CLAP. et LACHM. …	D	+	+			+		+	+	D	D
Ceratium fusus (EHRENB.) DUJARD. … … … …	D	+	+			+	+	+	+	D	D
Ceratium horridum (CLEVE) GRAN … … … …	D					+	+	+	+	+	D
Ceratium lineatum (EHRENB.) CLEVE … … …	D	+	D						D	+	D
Ceratium longipes (BAIL.) GRAN … … … … …	D	+	+			D	+	+	+	+	D
Ceratium macroceros (EHRENB.) VANHÖFFEN …	D	+			+		+		+	+	D
Ceratium tripos (O. F. MÜLL.) NITZSCH … … …	D	+				D	D	D	D	D	D
Dinophysis acuta EHRENB. … … … … … …	D	+	+					+	+	+	D
Dinophysis ovum SCHÜTT … … … … … … …	+								+		
Dinophysis tripos GOURR. … … … … … … …	D		+		+				+		D
Diplopsalis lenticula BERGH … … … … … …		+					+		+	+	+
Exuviaella baltica LOHM. … … … … … … …	+										+

TABLEAU 4 *(suite)*

	Salinités S ‰					Périodes (dates)					
	35	30 à 34	25 à 30	20 à 25	< 20	1-8/3	10/4	15/5	26/6	30/7	3/9
Gonyaulax diegensis Kof.		+								+	
Gonyaulax polygramma Stein		+	+						+	+	
Gonyaulax spinifera (Clap. et Lachm.) Dies. ...	D	+	+		+				D	D	+
Gymnodinium pseudonoctiluca Pouchet	+										+
Gyrodinium aureolum Hulburt	D	+		+						D	+
Gyrodinium spirale (Bergh) Kof. et Swezy ...		+									+
Heterocapsa triquetra (Ehrenb.) Stein		+	D	+	A	+			A	+	+
Noctiluca scintillans (Macartney) Ehrenb. ...	D	+								D	
Peridiniopsis assymetrica Mangin	D	+				+		D	+	+	
Peridinium cerasus Pauls.		+								+	
Peridinium conicum (Gran) Ostenf. et Schmidt		+			+		+		+		
Peridinium depressum Bail.	D	+	+		+	D	D	D	D	D	D
Peridinium obtusum (Karsten) J. Schiller ...	D					+	D	D			
Peridinium oceanicum Vanhöffen	D						D				
Peridinium trochoideum (Stein) Lemm.	D	D	D	+					+	D	D
Dinophysis irregularis (Lebour) Balech	+	+								+	+
Polykrikos schwartzii Bütschli	+	+		+						+	+
Prorocentrum micans Ehrenb.	D	D	D	+	+	D	+		D	D	D
Protoceratium reticulatum (Clap. et Lachm.) Bütschli	+										+
Pyrocystis lunula (Schütt) Schütt	D	+							D	+	+
Autres classes											
Syracosphaeraceae et *Coccolithaceae*	D									D	+
Dictyocha fibula Ehrenb.		+					+			+	
Halosphaera sp.	D		+	+	+				D	D	+

TABLEAU 4 *(suite)*

	Salinités S ‰					Périodes (dates)					
	35	30 à 34	25 à 30	20 à 25	< 20	1-8/3	10/4	15/5	26/6	30/7	3/9
Meringosphaera sp.	+										+
Phaeocystis pouchetii (HARIOT) LAGERH.	A	+				+			+	+	
Pterosperma nationalis LOHM.		+				+		A			
B. Espèces des eaux saumâtres											
DIATOMÉES											
Chaetoceros danicum CLEVE	D	+									D
Chaetoceros holsaticum SCHÜTT		D	+	+		+	D	+	+	+	+
Chaetoceros wighami BRIGHTW.		+	+	+	+	+			+		+
DINOPHYCÉES											
Gonyaulax tamarensis LEBOUR		+	A	+	+	+	+	+	A	D	+
Gymnodinium splendens LEBOUR		+		+							+
Gymnodinium spp.		+		+		+	+		+	+	+
Katodinium rotundatum (LOHM.) LOEBLICH III		+		+							+
AUTRES CLASSES											
Cryptomonas spp.		+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Hemiselmis sp.		+				+					
Beggiatoa sp.		+				+					

TABLEAU 4 *(suite)*

	Salinités S ‰					Périodes (dates)					
	35	30 à 34	25 à 30	20 à 25	< 20	1-8/3	10/4	15/5	26/6	30/7	3/9
C. Espèces littorales et benthiques (saumâtres et marines) trouvées dans le plancton											
DIATOMÉES											
Achnanthes brevipes AGARDH.		+				+					
Amphiprora hyalina EULEN. (?)				+							+
Bacillaria paxillifer (MÜLL.) HENDEY	D	+	+	+		D				+	+
Cocconeis scutellum EHRENB.		+			+	+			+		
Diploneis crabo EHRENB.		+			+				+	+	
Hantzschia sp.				+							+
Licmophora sp.		+			+				+	+	
Navicula distans (W. SM.) CLEVE		A	D		+	A	+	D	+	+	
Navicula spp.		D	+	+	+	D	+	+	+	+	+
Nitzschia angularis W. SM.		+				+			+		+
Nitzschia punctata (W. SM.) GRUN.				+							+
Nitzschia sigma (KÜTZ.) W. SM.		+			+	+	+		+		+
Nitzschia spp.		+	+	+			+	+	+		+
Paralia sulcata (EHRENB.) CLEVE	+	D	D		+	D	+	+	+	+	+
Podosira stelliger (BAIL.) MANN	+	D	D		+	D			+	+	+
Pleurosigma angulatum (QUEKETT) W. SM. ...		+	+	+	+		+		+	+	+
Pleurosigma attenuatum (KÜTZ.) W. SM. (?) ...				+							+
Pleurosigma balticum (EHRENB.) W. SM		+			+		+		+		+
Pleurosigma fasciola (EHRENB.) W. SM.		+	+	+	+				+	+	+
var. *sulcatum* GRUN.		+	+			+	+				
Pleurosigma litorale W. SM. (?)		+	+			+			+	+	
Pleurosigma strigosum W. SM. (?)		+	+			+	+			+	

TABLEAU 4 *(suite et fin)*

	Salinités S ‰					Périodes (dates)					
	35	30 à 34	25 à 30	20 à 25	< 20	1-8/3	10/4	15/5	26/6	30/7	3/9
Pleurosigma wansbeckii DONK.			+			+					
Surirella gemma (EHRENB.)		+			+	+			+		
Surirella ovata KÜTZ.			+			+					
D. Espèces des eaux douces											
Anabaena sp.					+				+		
Asterionella sp.			+			+					
Bulbochaete sp.		+				+					
Euastrum sp.					+				+		
Scenedesmus obliquus (TURP.) KÜTZ.					+				+		
Synedra ulna (NITZSCH.) EHRENB.		+	+	+	+		+		+	+	
Ulothrix sp.		+									+

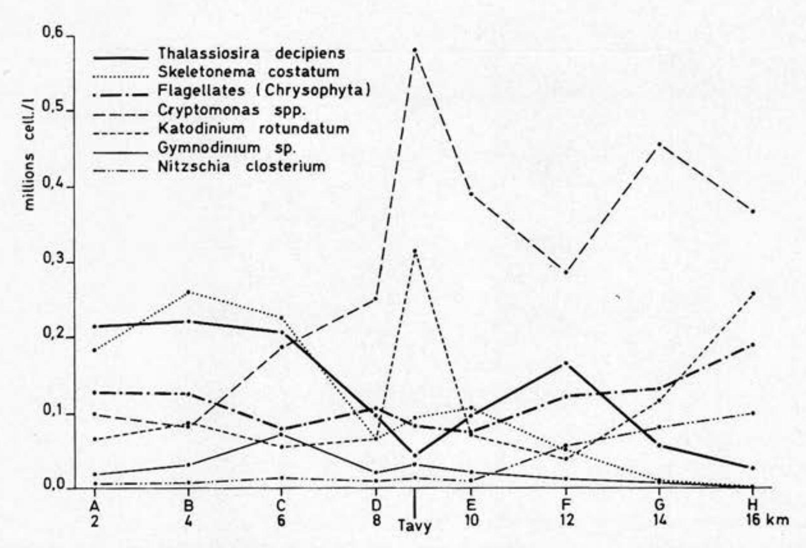


Fig. 6. — Distribution du phytoplancton d'Utermöhl dans l'estuaire du Tamar, 10-IV-1968.

Structure de la communauté phytoplanctonique dans l'estuaire

L'étude de cette structure s'est faite pour le transect du 10 avril 1968 au niveau — 2 m. Le spectre de l'abondance relative des espèces existant en un lieu donné de l'écosystème est un reflet des interactions entre les espèces et le milieu ambiant, interactions qui conduisent à l'équilibre du système. Les limites écologiques réelles peuvent donc être révélées par une série d'indices de diversité. Dans chaque station de l'estuaire, peuplée de S espèces et N individus, les effectifs des diverses espèces tendent à être distribués selon une loi rationnelle, ce qui nous permet d'utiliser l'indice simple de FISHER, CORBET et WILLIAMS (1943) (MARGALEF, 1960) : $d = (S - 1)/\ln N$.

Appliqué à l'estuaire, cet indice met en évidence l'écotone domaine marin — domaine estuarien : il garde une valeur élevée (2,5) aux stations ABC ce qui traduit la zone de contact et décroît ensuite régulièrement vers la station H ($d = 0{,}9$). A l'embouchure de la Tavy, la diversité tombe à 1,05. Cette faible diversité dans les zones non transitoires traduit souvent l'existence d'une communauté très productive où une ou deux espèces bien adaptées dominent très fort (ici : *Katodinium rotundatum*) (MARGALEF, 1960).

VI. RESUME ET DISCUSSION

Le Tamar et ses affluents principaux, la Tavy et la Lynher, forment un estuaire où les mouvements de marée jouent un rôle dominant par rapport au débit fluvial. La distribution spatiale des propriétés physiques

et chimiques mesurées révèle des gradients le long de l'axe de l'estuaire et à la verticale de chaque station. La dilution de l'eau de mer et l'apport en sels nutritifs venant de la rivière sont responsables de ces gradients. On sait que le rapport N : P est remarquablement constant pour tous les océans (± 15) quelles que soient les concentrations absolues de ces éléments. En période vernale, le rapport trouvé dans les eaux de l'estuaire du Tamar ne s'écarte guère de ce chiffre tant qu'on reste dans la zone euhaline, ce qui semble confirmer que les activités biologiques d'utilisation, de régénération et de transport de ces éléments sont toujours celles de la communauté marine. Par contre, le rapport N : P monte à 22 dans la zone polyhaline (Cargreen) et vaut 58 dans la zone limnétique. La variation éventuelle de ce rapport d'une saison à l'autre est un problème intéressant qui reste à étudier. En effet, dans bon nombre d'estuaires, des valeurs plus faibles ont été notées, surtout en été, dues notamment à la libération de phosphore inorganique au niveau du benthos.

L'apport constant en éléments nutritifs (P, N, Si) venant de la rivière maintient tout le temps la concentration de l'estuaire en ces éléments à un niveau bien plus élevé qu'en mer, de sorte que, sans préjuger de l'effet limitant possible de certains oligoéléments, un phytoplancton abondant peut s'y développer. On a, en effet, montré que la variation mensuelle des gradients relatifs aux propriétés non permanentes (sels nutritifs) est en relation étroite avec l'activité biologique (le développement des populations s'accompagnant d'un épuisement sensible de ces éléments et vice-versa). L'action éventuelle d'oligoéléments mériterait cependant une attention sérieuse puisque le Tamar draine une région extrêmement riche en minerais divers. On sait, par exemple, que la teneur en arsenic y est relativement élevée. Or certaines études suggèrent que l'arsenate pourrait facilement se substituer au phosphate dans les processus métaboliques chez les algues (COMERE, 1909 in HARVEY, 1963). L'enrichissement en sels nutritifs se fait également par pollution, notamment au niveau de la ville de Plymouth où nous avons vu le niveau général de teneur en phosphates dépasser celui d'amont (Fig. 3). L'existence d'anomalies dans la distribution verticale des phosphates et nitrates témoigne par ailleurs de la possibilité de pollutions probablement très localisées.

Le phytoplancton observé se répartit en divers groupes selon leur affinité réelle pour l'estuaire (autochtones, temporairement autochtones et allochtones).

Pratiquement toutes les espèces marines sont entraînées loin dans l'estuaire (20 km et plus de l'embouchure) mais n'ont aucune chance d'y survivre. Certaines y trouvent cependant des conditions favorables à une multiplication abondante. Les possibilités de multiplication et de maintient dépendent grandement du taux d'échange de l'estuaire. Ce problème est à approfondir mais l'abondance et la diversité des espèces se maintenant dans l'estuaire d'une part, et le faible débit fluvial et le rôle probable de zone d'échange première joué par le Sound d'autre part, permettent de suggérer que ce taux d'échange est faible.

La période d'investigations fut trop courte pour qu'ait pu être esquissé un schéma général de variation saisonnière du phytoplancton. L'indication que la variation des concentrations en sels nutritifs ne se fait pas en synchronisation avec le milieu marin pour la période considérée est intéressante à ce point de vue et mérite d'être explorée.

Si les espèces marines microplanctoniques sont apparemment les plus nombreuses, les espèces nanoplanctoniques autochtones ont les effectifs les plus abondants. Malheureusement, la méthode de sédimentation d'Utermöhl n'est pas en mesure de rendre compte de l'abondance réelle des espèces : il existe une catégorie de cellules totalement détruites dans le processus de fixation (le « non-Utermöhl plankton »). Il semble que, seule, la technique de dilution en série soit capable de rendre compte de quantités minimales probables (MPN ou « most probable number », BERNHARD, RAMPI et ZATTERA, 1967). Cependant, les populations recensées par la méthode de sédimentation se distribuaient de façon suffisamment rationnelle (modèle de MAC ARTHUR) que pour nous autoriser à estimer leur diversité et mettre en évidence l'écotone séparant le domaine marin et le domaine estuarien saumâtre. Toutefois, le problème de l'évolution spatiale et temporelle de la structure des populations dans le Tamar n'est que posé. Il est susceptible d'apporter des informations précieuses sur la réponse des populations à la multiplicité des variations de l'environnement qui sont le caractère dominant d'un des écosystèmes les plus complexes qui soient.

ABSTRACT

The estuary of the Tamar has been surveyed from March to September 1968. The distribution and the variation of temperature, salinity and major nutrients (phosphate, nitrate and silicate) has been studied and the connection with some water circulation features discussed. The distribution of the various groups of phytoplankton in the estuary has been investigated and a comparison with open sea data carried out.

(1) Assistant au Laboratoire de Botanique systématique et d'Ecologie de l'Université Libre de Bruxelles (Directeur : P. DUVIGNEAUD). Boursier de l'U. N. E. S. C. O., stagiaire à la M. B. A., Plymouth.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

ARMSTRONG, F. A. J. et BUTLER, E. I.

1968. *Chemical changes in sea water off Plymouth during the years 1962 to 1965.* (J. mar. biol. Ass. U. K., vol. 48, pp. 153-160.)

BERNHARD, M., RAMPI, L. et ZATTERA, A.

1967. *A phytoplankton component not considered by the Utermöhl method.* (Pubbl. Staz. Zool. Napoli, vol. 35, pp. 170-214.)

BERTHOIS, L.

1962. *Essai de corrélation entre le gradient de salinité dans l'estuaire de la Loire et les volumes d'eau océanique et fluviale à Saint-Nazaire.* (Rev. Géogr. phys. et Géol. dynamique (2) vol. V, fasc. 1, pp. 61-66.)

BRAARUD, T. et FOYN, B.

1958. *Phytoplankton observations in brackish water locality of South-East Norway.* (Nytt Mag. for Bot., vol. 6, pp. 47-73.)

COOPER, L. H. N. et MILNE, A.

1938. *The ecology of the Tamar estuary. II. Underwater illumination.* (J. Mar. biol. Ass. U. K., vol. 12, pp. 509-527.)

1939. *The ecology of the Tamar estuary. V. Underwater illumination. Revision of datas for red light.* (J. mar. biol. Ass. U. K., vol. 13, pp. 391-396)

FISHER, R. A., CORBET, A. S. et WILLIAMS, C. B.

1943. *The relation between the number of individuals and the number of species in a random sample of animal population.* (J. Anim. Ecol., vol. 12, pp. 42-58.)

HARTLEY, P. H. T. et SPOONER, G. M.

1938. *The ecology of the Tamar estuary. I. Introduction.* (J. mar. biol. Ass. U. K., vol. 12, pp. 501-508.)

HARTOG, C. DEN

1960. *Comments on the Venice-System for the classification of brackish waters.* (Int. Revue ges. Hydrobiol., vol. 45, 4, pp. 481-485.)

HARVEY, H. W.

1963. *The chemistry and fertility of sea waters.* (Cambridge University Press, 240 p.)

HENDEY, N. I.

1951. *Littoral diatoms of Chichester Harbour with special reference to fouling.* (J. R. micr. Soc., vol. 71, pp. 1-86.)

1954. *A preliminary check-list of British marine diatoms.* (J. mar. biol. Ass. U. K., vol. 33, pp. 537-560.)

HUSTEDT, F. et ALEEM, A. A.

1951. *Littoral diatoms from the Salstone near Plymouth.* (J. mar. biol. Ass. U. K., vol. 30, pp. 177-196.)

KETCHUM, B.

1954. *Relation between circulation and planktonic population in estuaries.* (Ecology, vol. 35, 2, pp. 191-200.)

KUFFERATH, J.

1951. *Représentation graphique et classification chimique rationnelle en types des eaux naturelles.* (Bull. I. R. S. N. B., t. 27, 43, pp. 1-8, t. 27, 44, pp.1-6, t. 27, 45, pp. 1-8.)

LACKEY, J. B. et LACKEY, E. W.

1963. *Microscopic algae and protozoa in the waters near Plymouth in August 1962.* (J. mar. biol. Ass. U. K., vol. 43, pp. 797-805.)

LACKEY, J. B.

1967. *The microbiota of estuaries and their roles.* (In LAUFF, G. H. (ed.) : Estuaries, pp. 291-302.)

LAUFF, G. H. (ed.)

1967. *Estuaries.* (Publ. n° 83 de l'Am. for the Adv. of Sc., Washington, 757 p.)

LOVEGROVE, T.

1960. *An improved form of sedimentation apparatus for use with an inverted microscope.* (Jour. Cons. Int. Expl. Mer., vol. 25, pp. 279-284.)

MARGALEF, R.

1960. *Temporal succession and spatial heterogeneity in phytoplankton* (in BUZZATI-TRAVERSO, A. A. (ed.) : Perspectives in marine biology, pp. 323-349.)

MILNE, A.

1938. *The ecology of the Tamar estuary, III. Salinity and temperature conditions in the lower estuary.* (J. mar. biol. Ass. U. K., vol. 22, pp. 529-542.)

1940. *The ecology of the Tamar estuary. IV. The distribution of the fauna and flora on buoys.* (J. mar. biol. Ass. U. K., vol. 24, pp. 69-87.)

MULLIN, J. B. et RILEY, J. P.

1955. *The colorimetric determination of silicate with special reference to sea and natural waters.* (Analyt. chim. acta., vol. 12, pp. 162-176.)

MURPHY, J. et RILEY, J. P.

1962. *Modified single solution method for the determination of phosphate in natural waters.* (Analytica chim. acta, vol. 27, pp. 31-36.)

PARKE, M. et DIXON, P. S.

1968. *Check-list of British marine algae, second revision.* (J. mar. biol. Ass. U. K., vol. 48, pp. 783-832.)

PRITCHARD, D. W.

1952. *Salinity distribution and circulation in the Chesapeake Bay estuarine system.* (Sears Found. Jour. Mar. Res., vol. 11, pp. 106-123.)

SCHULZ, H.

1961. *Qualitative und quantitative Plankton-Untersuchungen im Elbe-Aestuar.* (Arch. Hydrobiol. Bd. 26 (suppl. Bd. I), pp. 5-105.)

SMAYDA, T. J.

1958. *Biogeographical studies of marine phytoplankton.* (Oikos 9 : II, pp. 158-191.)

SPOONER, G. M. et MOORE, H. B.

1940. *The ecology of the Tamar estuary. VI. An account of the macrofauna of the intertidal muds.* (J. mar. biol. Ass. U. K., vol. 24, pp. 283-330.)

STRICKLAND, J. D. H.

1958. *Solar radiation penetrating the ocean. A review of requirements data and methods of measurement, with particular reference to photosynthetic production.* (J. Fish. Res. Bd. Can., vol. 15, pp. 453-493.)

WOOD, E. D., ARMSTRONG, F. A. J. et RICHARDS, F. A.

1967. *Determination of nitrate in sea water by cadmium-copper reduction to nitrite.* (J. mar. biol. Ass. U. K., vol. 47, pp. 23-31.)

Final Resolution of the Symposium on the Classification of brackish waters, 1959 . (Arch. Ocean. Limnol., vol. 11 (suppl.), pp. 243-245.)

LABORATOIRE DE BOTANIQUE SYSTÉMATIQUE ET D'ECOLOGIE
DE L'UNIVERSITÉ LIBRE DE BRUXELLES
(DIRECTEUR : P. DUVIGNEAUD).

AD. GOEMAERE, Imprimeur du Roi, Rue de la Limite 21 — 1030 Bruxelles